中華農業研究（Jour. Agric. Res. China）37(2)：117～126（1988）

稻細胞質雄不稔性的稔性恢復之探討[1]

曾東海　　黃眞生[2]

摘要　本試驗的目的是稻細胞質雄不稔性的稔性恢復基因之檢交、雜種組合力之檢定及探討稔性恢復基因於不同遺傳背景之表現。本所新育成的秈稻新品系檢交結果發現有89品系具有稔性恢復基因，包括臺農秈育91號等22個抗病抗蟲害及耐寒性之品系。稔性恢復之程度，與不稔系的核可能有差異雖然細胞質及 Rf 系均相同，或以細胞質有差異雖不稔系的核與 Rf系均相同。與8個 WA型細胞質雄不稔系檢交結果，臺農秈121號表現有較廣的恢復作用，對珍汕97A、V20A 及二九南也較佳的恢復結果。19個不具有稔性恢復基因之品系中，臺農秈育180號等5品系，是抗病抗蟲又較耐寒。這些品系已用於雄不稔之維持系，移入珍汕97A之細胞質，並已回交五次，完成細胞質雄不稔性新品系之選育。另以測驗明瞭，半結實粒是否歸納於稔實粒，對稔實率之計算並無顯著之影響，證明風選機風選算出的結實率之可靠性。稔性恢復基因顯示完全顯性或部分顯性，其遺傳方式猶待探討。正常花粉率與稔實率有極顯著的正相關。不稔系有8％～17％的自然外交率。秈稻之恢復系與粳稻不稔系的雜種F_1有低於50％之稔實率，其F_2的稔實率分佈偏向低稔實，但仍有8～21％之個體稔實率超過70％。

利用雜種優勢從事品種改良，已廣泛地被應用，並且著有績效。玉米、高粱等異交或常異交作物，雜種種子生產容易，而水稻是屬於自交作物，除了依賴有效的細胞質雄不稔性及恢復基因外，需要有高的雜種優勢及符合於經濟條件之雜交率。自從1966年 Shinjyo和Omura [24] 首次證明栽培稻內確實存在著細胞質雄不稔及稔性恢復基因，而後許多學者不斷地探討細胞質雄不稔性及稔性恢復基因，發現不同來源之細胞質雄不稔性，並培育許多細胞質雄不稔性及稔性恢復系統，供水稻雜種品種育種之用 [6,8,10,14,23,27] 。

稻細胞質雄不稔性恢復基因的遺傳行爲，因爲研究者 [3,4,7,11,13,17,18,25,30,33] 所用材料不同，所得的結論不一，多數學者認爲是一對或兩對顯性基因，但亦有認爲是3或4對顯性基因或認爲尙受抑制基因或修飾基因之影響。主要困難在於雜種不稔性的參與，使其更爲複雜。除了恢復基因之遺傳穩定性問題外，雜種優勢之高低，雜交率以及細胞質不稔性之穩定等均爲待解決之問題。至今只有中國大陸進行水稻雜種F_1的經濟栽培 [10,19] ，在自由世界尙無任何國家做雜種水稻之栽培。

水稻雜種品種之利用有幾個方式，利用細胞質雄不稔性的需要有(1)細胞質雄不稔系（A系），(2)維持系（B系），(3)稔性恢復系（Rf系），(4)高的雜種優勢及外雜交率。欲達經濟效益，則必須有優良的不稔系（含B系）及恢復系，且不稔系與恢復系的組合力要高，雜種 F_1的生產成本要低 [26,28] 。本所經過多年進行有關水稻雜種 F_1 品種之研究 [1] ，雖然獲得許多高產的組合但其地域及期作穩定性欠佳 [2,4] 。因而本研究室著重雄不稔細胞質的轉移，期育成較適應於本省的細胞質雄不稔系，並檢交本所育成的優良秈稻品種（系），明瞭其稔性恢復性質，尋找優良的恢復系，並進行組合力檢定，期

1．臺灣省農業試驗所　研究報告第 1401 號。

2．臺灣省農業試驗所農藝系助理研究員、研究員。臺灣省　臺中縣　霧峰鄉。

能選出雜種優勢高的組合，使本省之雜種水稻達到經濟栽培，提高產量及降低生產成本之目的。

材料與方法

一、恢復基因之篩檢與利用

珍汕97A具有野生稻（*Oryza sativa* L. f. spontanea）細胞質雄不稔性，爲本試驗之母本，與本所育成秈稻新品系檢交，以測定新品系是否含有稔性恢復基因。篩檢方法爲：母本經過溫湯處理，剪去未開穎的穎花，保留開穎的穎花，並剪穎上端⅓，然後分別授以秈稻品系的花粉，授粉後立即套袋，並加標籤，收穫的雜種種子經乾燥後，於次期作種植。採用單本植，每組合種植36株，於成熟時，每組合（F_1）調查10株之稔實率。

此等雜種F_1稔實率高於75%者乃具有恢復基因的品系，可供爲恢復系（restorer），雜種F_1的稔實率低於10%爲完全沒有恢復基因的品系可做爲維持系（maintainer）這兩類品系均是將來有可能利用的材料，就其病蟲害及耐寒性等特性，進行調查。調查的方法及其基準皆照國際稻米研究所的調查方法及標準進行。具較多優良特性之恢復系，再與珍汕 97A、V20A、二九南A等雄不稔系雜交，得到多量的雜種種子，以進行組合力檢定。各項特性表現較佳而不具恢復基因的品系，則與珍汕97A進行回交，以育成新的優良不稔系。

二、稔性恢復系之篩選及稔實率花粉率的調查方法

1.稔性恢復系之篩選及稔實率的調查基準

以不稔系珍汕97A爲母本，分別於第一、二期與219品種（系）雜交，並調查 F_1之稔實率，以明瞭那一品種具有稔實恢復基因。於第二期作，利用稔性恢復基因篩檢用的47個雜種F_1爲材料，以兩種調查基準調查種子稔實率，以便比較兩法之差異及相關性。第一方法爲利用風選機風選，風力調整爲可將空粒及半結實粒吹到上層，只留結實粒於下層，然後用數粒機計算下層結實粒數，由此得稔實率。第二法的空粒及半結實粒的選別，是用風選機上層的材料再以手指按壓判別是否有結實，必要時剝開其內外穎檢視是否有胚形成。故第一法的不稔粒乃包括半結實粒及空粒之總數，第二種則將半結實粒列入稔實粒計數。

2.正常花粉率與稔實率之比較

花粉率的調查爲於雜種F_1抽穗開花期，於淸晨採集當日開花之小枝梗，以70%的酒精固定，然後以1%碘碘化鉀（I-KI）溶液染色，再進行鏡檢。花粉粒大且外表光滑有染色的花粉算爲正常，不染色及皺縮變形的爲不正常，計算正常花粉粒的百分比。稔實率的調查，則按前述第一法爲調查基準，即將半結實粒列爲不稔粒計算。

三、稔性恢復基因在同細胞質不同核之恢復效果

1.對秈稻同細胞質不同核系統之影響

珍汕97A、V20A、二九南 A、IR46826A、IR46827A、IR46828A、IR46829A、IR46831A皆爲WA型細胞質雄不稔系，且前三個IR不稔系是由珍汕97A育成，後二個不稔系的細胞質爲來自 V20A之細胞質，利用這些細胞質雄不稔系與以珍汕 97A 檢交證明之稔性恢復系臺農秈育121號、臺農秈育123號、臺農秈育172號於民國75年第一期作雜交，第二期作調查其F_1的稔實率。

2.對稉稻不同細胞質同核系統的影響

臺農 67(WA)A及臺農 67(R)A爲本所育成的稉型細胞質雄不稔系，其細胞質分別屬於 WA型及R型，以此兩不稔系分別與臺農秈育91號等品系（皆與珍汕 97A檢交證明有稔性恢復作用）雜交，調查其F_1及F_2的種子稔實率，這部份之雜交工作分別於民國74及75年的第一期作進行，稔實率則分別於民國74年第二期作及75年第一、二期作調查。

結果與討論

一、稔性恢復系之篩檢及利用

以細胞質雄不稔系珍汕 97A爲母本，就本所新育成的秈稻新品系進行稔性恢復基因的篩檢。民國72年第一期作篩檢39品系，第二期作篩檢133品系，民國73年第二期作篩檢47品系，三期作共篩檢219品系。其雜種 F_1 的稔實率之頻度分佈如表 1，稔實率超過80%的有18品系，超過70%的有89品系，分別占全部篩檢品系的 8.2%及40.6% 。這些品系顯示具有恢復珍汕 97A (WA型) 細胞質雄不稔性之恢復基因。F_1 稔實率低於10%的有19品系；佔全部篩檢品系的 8.7%。這些品系對珍汕97A完全沒有稔性恢復作用，顯示未具有稔性恢復基因。F_1稔實率介於20～70%的有97品系，占全部篩檢品系的44.3%；這些品系只能對珍汕97A 恢復部份的稔性，是爲具有部份稔性基因，可能有品種間雜交不稔性基因之干擾。

表1. 細胞質雄不稔性稔性恢復系檢交F_1稔實率之分佈頻度
Table 1. Frequency distribution of spikelet fertility of the testcross F_1 between CMS lines and various rice varieties.

年 期 Season	稔 實 率 Spikelet fertility (%)										組合總數 Total
	0～10	11～20	21～30	31～40	41～50	51～60	61～70	71～80	81～90	91～100	
1983 I	3	2	3	1	5	4	6	6	8	1	39
1983 II	11	9	9	2	1	7	34	52	8	0	133
1984 II	5	3	7	1	7	5	5	13	1	0	47
Total	19	14	19	4	13	16	45	71	17	1	219

未具有稔性恢復基因的品系，若其他性狀優良可做爲雜種品種的維持系 (maintainer)[21] 。72年檢出的14個未具恢復基因的品系中，農藝性狀病蟲害抵抗性等較佳者是Y—83—43等五品系 (表 2)。此五品系已列入臺農秈育之編號，分別命名爲臺農秈育 180、181、182、183、184號。於民國73年第一期作進行此等品系細胞質之置換工作，乃以珍汕 97A爲細胞質之捐與親，該五品系爲輪迴親做回交育種。此工作目前仍繼續進行中，預計於76年底可完成核置換。

表2. 幾個稻雄不稔性維持系之生育日數耐寒性及病蟲害抵抗性
Table 2. Disease and insect resistances, cold tolerance and days to heading of some Indica CMS maintainers.

品系名稱 Strains	親 本 Parentage	生育日數[1] Growth duration		耐寒性 Cold tolerance		病蟲害抵抗性[2] Disease & insect resistances			
		1st	2nd	Seedling	Mat	BL	BLB	BPH	WBPH
TNGSY180	F_7 (CNS11/IR30)/IR24	100	62	MR	MR	R	MR	R	R
TNGSY181	BG35—2/ACC	93	65	MR	MR	R	R	MS	R
TNGSY182	KSY104/ACC//IR29	100	62	MR	MR	R	R	R	S
TNGSY183	CNSY24/ACC//IR24	100	65	MS	S	R	MR	R	MS
TNGSY184	CNSY24/ACC//IR2	99	65	MR	MS	R	MR	R	S

1.從種植到抽穗之日數。Days from trausplanting to heading.
2.依照國際稻米研究所之調查標準。Investigation was based on the standards of IRRI.
BL：稻熱病Blast　BLB：白葉枯病 Bacterial leaf blight
BPH：褐飛蝨 Brown planthopper　WBPH：白背飛蝨 White brown planthopper

在三個期作的篩檢結果，顯現具有稔性恢復基因的品系中，其病蟲害抵抗性及耐寒性較佳的有22個（表 3）。這些品系可做爲雜種品種的稔性恢復系。爲篩選較優良的恢復系，進行組合力檢定。本項工作自民國73年第一期作以來，以珍汕 97A、V20A 及二九南A與22品系進行雜交，73年第二期作初次做產量比較試驗，目前已完成部份組合的組合力檢定。結果顯示雜種F_1有高產潛力者，有 4 個組合，在第二期作產量達 9t/ha，比最高產的臺中秈10號增產16～21%。親本的一般組合力比特殊組合力高，臺農秈育172號在兩期作均有較佳的一般組合力，可供爲產生雜種品種的稔性恢復系。組合間的雜種優勢差異極大，期作間的差異亦大，顯示這些組合對環境之反應極爲敏感[4]。

Liu[20] 報告：不同雜交組合對不同溫度的反應趨勢不一，雜種的稔性於不同環境有顯著的差異。國際稻米研究所[16]指出，F_1的稔實率因種植時期而不同，同一組合內也有差距達 6 ～60%，而一般純系品種的差距並不明顯。本試驗亦得到類似的結果。尋找稔性恢復穩定的種源是刻不容緩的工作。

表3. 稻雄不稔性的稔性恢復系之生育日數耐寒性及病蟲害抵抗性

Table 3. Disease and insect resistances cold tolerance and days to heading of 22 fertility restorer lines.

品系名稱 Strains	親本 Parentage	生育日數[1] Growth duration		耐寒性 Cold tolerance		病蟲害抵抗性[2] Disease & insect resistances			
		1st	2nd	Seedling	Mat	BL	BLB	BPH	WBPH
TNGY91	Milyang23/IR29	98	63	MR	HS	R	MR	R	MS
TNGY92	Milyang23/IR29	98	67	MR	MR	R	MR	R	MS
TNGY114	Milyang23/IR29	97	63	MR	MR	R	MR	R	MR
TNGY115	Milyang23/IR29	101	72	MR	HS	R	R	R	MS
TNGY119	Milyang23/IR29	97	67	MS	MS	R	R	R	MR
TNGY120	Milyang23/IR29	101	67	MR	MS	R	R	R	MS
TNGY121	HAT/Mutsunishiki	99	65	MR	MS	R	MR	R	S
TNGY122	Milyang23/IR2031-724-2-3	99	68	MR	HS	R	MS	R	S
TNGY162	F_7 (CNS11/IR30)/Milyang23	96	67	MR	MR	R	MS	R	MR
TNGY163	F_7 (CNS11/IR30)/Milyang23	105	77	MS	S	R	R	R	MR
TNGY164	F_7 (CNS11/IR30)/IR24	103	72	R	S	R	MR	R	S
TNGY165	F_7 (CNS11/IR30)/IR24	99	73	R	MS	R	S	R	S
TNGY166	F_7 (CNS11/IR30)/IR30	97	73	MR	MS	R	MR	R	R
TNGY167	F_7 (CNS11/IR30)/Milyang23	103	73	MR	MR	R	R	R	MR
TNGY168	F_7 (CNS11/IR30)/Milyang23	98	69	MR	MR	R	MR	R	MR
TNGY169	F_7 (CNS11/IR30)/Milyang23	102	71	R	MR	R	MR	R	MR
TNGY170	F_7 (CNS11/IR30)/Milyang23	101	72	MR	MR	R	MR	R	MR
TNGY171	F_7 (CNS11/IR30)/Milyang23	97	67	MS	MR	R	MR	R	MR
TNGY172	F_7 (CNS11/IR30)/Milyang23	93	66	MR	MR	R	MS	R	MS
TNGY173	F_7 (CNS11/IR30)/Milyang23	97	68	MS	S	R	MR	R	MR
TNGY174	IR24/F_7 (CNS11/IR30)	103	74	MR	MS	R	S	R	MS
TNGY175	F_7 (CNS11/IR30)/Milyang23	98	67	MS	MR	R	S	R	MR

1.從種植到抽穗之日數。Days from transplanting to heading.

2.依照國際稻米研究所之調查標準。Investigation was based on the standards of IRRI.

BL：稻熱病 Blast　　BLB：白葉枯病 Bacterial leaf blight

BPH：褐飛蝨 Brown planthopper　　WBPH：白背飛蝨 White brown planthopper

二、稔實率之調查方法：

1.稔實率的調查基準：

民國73年第二期作，共調查47組合的雜種F_1的稔實率。結實與不結實粒之辨別是以風選機風選爲

標準，再以指壓法辨别之半結實粒列入結實粒或列入不結實粒數之兩種調查基準進行調查。結果兩種調查基準的差距小於 1 %的有24組合，佔總數47組合的51.1%。差距小於 2 %的有35組合，佔總數的74.5%。最大差距爲6.77%，其次爲4.07%，是爲差距超過 4 %的二個組合。就兩種調查基準進行相關及迴歸分析，兩者有極顯著的正相關($r=0.99907^{**}$)，其直線回歸方程式爲$Y=-0.3022+1.0345X$，而Y爲半結實粒包含於結實粒之稔實率，X爲半結實粒不包括於不結實粒之稔實率。

半結實粒的產生與營養氣候環境有關，Liu [20] 報告指出，半結實粒與溫度的關係很複雜，在 19°～25°C時半結實粒的百分率與溫度呈顯著相關，但當溫度超過 26°C時半結實粒的百分率卻不再增加。此外水稻發生病蟲害或倒伏時，亦會使半結實粒的百分率增加。依據本試驗的結果，本省水稻在正常的環境下，半結實粒對稔實率的計算結果影響不大。故以風選機風選分開結實與不結實粒之作法，爲計算稔實率有相當高的可靠性。

一般而言，稔實率的調查相當費時，尤其短時間內需要調查大量的樣品，以爭取時效。依據本調查結果，在正常的生長環境下，稔實率的調查，可直接利用風選機選别，以吹到上層的不結實粒及半結實粒代表不稔粒數，下層的爲結實粒，似有相當高之可靠性。爲遺傳分析等需要較精確的資料，則必須將上層的半結實粒，再分開爲不結實粒及半結實粒，半結實粒列入於結實實粒計數，較爲妥當。

2.花粉稔實率與種子稔實率的比較

民國七十二年第二期作，就水稻細胞質雄不稔性恢復基因篩檢之F_1爲材料，於抽穗開花時檢查正常花粉率，共檢查21組合，這些組合於收穫時調查稔實率，正常花粉率及稔實率進行相關及迴歸分析。花粉率與稔實率有極顯著的正相關（$r=0.88825^{**}$），其直線回歸方程式爲$Y= 1.24447+0.634X$，而 Y爲花粉率，X爲稔實率。一般而言花粉率高於稔實率，花粉率越高，其稔實率也越高，但有一特殊的組合，珍汕97A/Y—84—36 (IR29/ACC//TCS10) 的花粉率爲 90±2.6%而稔實率卻只有24.01% 。其原因可能係花藥不易開裂或其他因素之影響。當花粉率爲 0 時，卻有 8 ～17%的稔實率，這是由自然雜交而來。

雜種F_1的花粉粒，依照形態可分爲 1 ）粒形較大且外表光滑，可染色的圓形花粉粒，2 ）粒形較小且外表不光滑，可染色的圓形花粉粒； 3 ）不染色的球形花粉粒， 4 ）不能染色的皺縮花粉粒等四類。此與 Chaudhury et al. [9] 之報告相同，只有第一類列爲正常花粉粒。在正常花粉率介於10～70%的組合，發現具有較多的第二類花粉粒，且染色程度深淺不一，判别較爲不易。而在高於70%低於10%之正常花粉率的組合，花粉粒的差異明顯，鏡檢時容易判别。

正常花粉率比稔實率少受其他因素的影響，因此較能反應出恢復基因的行爲。但花粉率易受取樣及鏡檢時效的限制，同時採樣及鏡檢的技巧，會影響到調查的結果。由本試驗的結果，花粉率與稔實率有極顯著的正相關，與黃等 [3] 以雜種 F_2調查的結果相同，因此在進行恢復基因篩檢時可採用種子稔實率之調查，而進行恢復基因之遺傳分析時，則以正常花粉率之調查較佳。

三、稔性恢復基因在同細胞質不同核之恢復效果

1.對秈稻同細胞質不同核系統的影響

以 8 個同爲WA型細胞質雄不稔系與臺農秈育121號 、臺農秈育123號及臺農秈育172號等恢復系(以珍汕97A檢交的結果)雜交，調查15株雜種 F_1的種子稔實率，結果如表 4 。三個恢復系與珍汕97A、V20A及二九南A的雜種 F_1的稔實率都超過 70% 。而以新引進的 5 個 IR不稔系爲母本的雜種 F_1的稔實率卻有顯著的差異，IR46826A、IR46827A與臺農秈育123號及臺農秈育172號的雜種F_1的稔實率只有18～34%。IR46829A、IR46831A與臺農秈育123號的雜種 F_1的稔實率分别爲39%及51%。由此結果顯示恢復基因受不稔系細胞核的影響極顯著。恢復基因在不同的不稔系的恢復作用不一致，不同恢復系的表現也不一樣。在三個恢復系中，臺農秈育121號表現有較廣泛的恢復作用，臺農秈育123號則較差。

於本試驗中 8 個不稔系的細胞質同屬WA型，係國際稻米研究所於1983年分别利用珍汕 97A育成

表4. 秈稻細胞質雄不稔系與秈稻恢復系檢交F_1之稔實率（%）

Table 4. The spikelet fertility of the F_1 between cytoplasmic male sterility lines and restorer lines in Indica rice.

秈稻細胞質不稔系 CMS	細胞質類型 Type of cytoplasm	親緣 Parentage	秈稻恢復系 Restorer lines of Indeica rice		
			TNGY121	TNGY123	TNGY172
ZS97A	WA		70± 9	76± 9	76±15
V20A	WA			73±12	70±16
ECNA	WA			72±14	72±19
IR46826A	WA	ZS97A/IR1054-23-3-3	51±14	18±14	34±18
IR46827A	WA	ZS97A/IR1076-24-6-2	69±17	32±18	24±13
IR46828A	WA	ZS97A/IR10179-2-3-1	67±10	73±13	76±15
IR46829A	WA	V20A/IR19792-15-2-3-3	70±17	39±26	72±16
IR46831A	WA	V20A/Jikkoku Seranai	75± 5	51±15	56±11

IR46826A、IR46827A及IR46828A，利用V20A育成IR46829A及 IR46831A等細胞質雄不稔系[16]。恢復系對他們的恢復作用卻有明顯的差異，顯示細胞質雄不稔性的恢復作用，不是單純的受父本的顯性基因控制，在不稔系的細胞核中也有某些基因與父本基因互相作用影響恢復基因的表現。

稻細胞質雄不稔性之稔性恢復基因的數目，因研究者所用材料不同，而有不同的結論。Huang等[15]認爲是一對以上的顯性基因。 Govinda Raj et al.[12]認爲是一到三對基因控制。 Fu[11], Lei et al.[17], Li and Yuan[18], Young and Virmani[32]等認爲是二對顯性基因。Yang and Lu[30]指出IR24有Rf_1Rf_1和Rf_2Rf_2二對基因，Rf_1的影響較Rf_2强。黃等[3]認爲係受到三到四對顯性基因控制。Cai and Wang[7]報告指出，在Nanzao、Zhonggangao、Erjiunan、Kensulos等WA型雄不稔系中，有一對抑制Rf_1或Rf_2恢復基因的顯性基因。以上述之論說並無法完整地解釋本試驗的結果。稻品種間雜種有複雜的不同基因系統影響稔實率，因此細胞質雄不稔之恢復機制比較難予單獨研究，尚待進一步探討。

2.對稉稻細胞質雄不稔系的影響

以臺農 67(WA)A 及臺農 67(R)A與秈型恢復系臺農秈育91號等10品系，於民國74年第一期作雜

表5. 稉稻細胞質雄不稔系與秈稻恢復系檢交F_1稔實率（%）

Table 5. The spikelet fertility of the F_1 between Japonica CMS lines and Indica restorer lines.

稉稻細胞質雄不稔系 Jap. CMS	期作 Season	秈稻恢復系 Indica restorer lines									
		TNGSY 91	TNGSY 114	TNGSY 119	TNGSY 120	TNGSY 169	TNGSY 175	TNGSY 176	TNGSY 177	TNGSY 178	TNGSY 179
TNG67 (WA)A	74/Ⅱ	28	29	13	5	40	62	4	13	29	21
	75/Ⅱ	9				28	7			11	
TNG67 (R)A	74/Ⅱ	11	21	10	12	58	47	41	20	39	32
	75/Ⅱ	4				42	26			6	
TNG67 (CK)	75/Ⅱ	60				75	60			15	
ZS97A (CK)	73/Ⅱ	79	75	76	76	75	75	84	84	86	81

交，第二期作培育其F_1並調查其稔實率，結果如表 5 。對臺農67(WA)A之10個雜種 F_1的稔實率均介於 4 %～40%，低於15%的有 4 個組合，≧40%者只有 1 個組合，稔實率最高的是臺農67(R)A/臺農秈育169號，稔實率爲40%。另一方面，10個稔性恢復系與臺農67(R)A之10組 F_1之稔實率介於12%～58%，低於15%者有 3 組合，而高於40%者有 3 個。這10個恢復系與珍汕 97A的雜種F_1的稔實率均爲75～86%。此結果顯示，秈稻稔性恢復系對稉型細胞質雄不稔系只有約一半的稔性恢復力，甚至完全無法表現稔性恢復作用。

民國75年第一期作栽培上述F_1稔實率較高組合的F_2，調查其F_2的稔實率（表 6 ）。F_2族羣的平均稔實率只有35%～48%，稔實率低於10%的個體佔有9.6～25.1%，稔實率高於80%的只有 2.4～9.5 %，稔實率超過70%的亦只有 7.9～21.1%，顯現其稔實率分佈偏向低稔實率，與在秈型細胞質雄不稔系雜交F_2的表現有所不同 [3] 。由於秈稉稻的親緣較遠，因此秈稉雜交常發生雜種不稔性之現象 [31] 。爲探討上述稔實率偏低，是否爲秈稉雜交的雜種不稔性之現象，民國75年第一期作，以臺農秈育91號等 4 個恢復系爲父本，與臺農 67(WA)A ，臺農67(R)A及臺農67號雜交。12個雜種F_1於第二期作栽培，其稔實率的調查結果如表 6 ，臺農67號／臺農秈育169號的雜種 F_1的稔實率爲75%，而臺農67(WA)A/臺農秈育 169號 ，臺農67(R)A/臺農169號卻只有28%及42% 。臺農67號與臺農秈育91及175號的雜種F_1稔實率爲60%，而臺農67(WA)A及臺農67(R)A與它們的雜種F_1稔實率卻只有 4 ～26 %。顯示臺農67號與臺農秈育91、169、175號雜交並無或只有輕微的雜種不稔性之現象，但有雄不稔細胞參與時 ，Rf 基因並不發生作用，以致臺農67號之雄不稔系與此三恢復系雜交時，其雜種F_1的稔實率偏低，亦可能尚有其他基因會影響恢復基因的作用 。臺農67號／臺農秈育178號的雜種F_1的稔實率只有15%，顯示具有秈稉雜交的雜種不稔性。因此臺農67(WA)A及臺農67(R)A與臺農秈育178號雜種F_1的低稔實率（11%及 6 %），可能係受到雙重的影響。

表6. 稉稻細胞質雄不稔系與秈稻恢復系雜交F_2稔實率之分佈頻度

Table 6. Frequency distribution of spikelet fertility of F_2 population from the crosses between Japonica CMS lines and Indica restorer lines.

組合 Cross	F_1稔實率 F_1 (%)	各級稔實率（%）之F_2的個體數 Number of F_2 plants in different fertility intervals (%) 0～10	11～20	21～30	31～40	41～50	51～60	61～70	71～80	81～90	91～100	合計 Total	F_2平均稔實率 Average fertility (%)
TNG67(WA)A/TNGSY169	40	68	49	33	34	33	52	43	35	22	2	371	40.3
TNG67(WA)A/TNGSY178	29	76	28	20	29	29	38	52	44	21	6	343	42.8
TNG67(R)A/TNGSY169	58	66	63	66	64	69	111	106	80	54	12	691	47.8
TNG67(R)A/TNGSY175	47	109	91	74	70	55	64	62	54	23	10	612	37.8
TNG67(R)A/TNGSY176	41	124	53	43	56	67	64	48	27	9	3	494	34.5
Total		443	284	236	253	253	329	311	240	129	33	2,511	

臺農 67(WA)A/臺農秈育 169及臺農 67(R)A/臺農秈育 169兩組合的差異 ，只在母本的細胞質之不同 ，而其雜種 F_1（表 5 ）及 F_2（表 6 ）之稔實率卻有明顯的差異 。 Virman and Dolores Dalmaio [29] 以IR46828A及 IR54755A試驗結果 ，亦得到類似的結果。雖然臺農秈育169號是以珍汕97A(WA型) 篩檢的恢復系 ，但臺農秈育169號對臺農 67(R)A 比在臺農67(WA)A有較佳的稔性恢復作用，臺農秈育175號及176號亦有類似的情形，顯示 WA型細胞質雄不稔之稔性恢復系，在R型不稔系有較佳的稔性恢復作用。

具 WA 及R型的稉稻細胞質雄不稔系，數年來已育成，並進行其恢復基因之篩檢。惟多年來其檢

交F_1最高的稔實率只有50%左右，且其檢交F_1稔實率較高的父本多爲秈型，至今皆未能找到對稉稻細胞質雄不稔系，具有恢復能力之恢復系。國外之報告[1,5,22,24] 亦指出，有許多秈稻的品種（系）具有稔性恢復基因，而稉稻卻未發現優良的恢復系。由本試驗得知，雖然某些秈稻品系與正常細胞質的臺農67號（母本）雜交，其F_1的稔實率顯現正常，但與細胞質雄不稔的臺農67號雜交，其雜種F_1的稔實率卻低於50%。因此，欲育成稉稻雜種品種，無法直接利用秈型恢復系，必須另行設法。由本試驗之稉型雄不稔系與秈型恢復系之雜種F_2稔實率（表６）得知，F_2單株之稔實率超過80%的有2.4～9.5%，超過70%的有 7.9～21.1%。這些材料可能是未來稉稻雜種品種之恢復系的基本材料，本所正採用自交與回交並行的育種方式，積極地將秈稻的稔性恢復基因引入稉稻品種進行選育。民國76年第一期作，田間已栽培這些後裔之F_4及BC_2材料，期望不久能育出稉稻細胞質雄不稔性之恢復系。

由本試驗之結果，相同細胞質的不稔系，因爲細胞核不同，或具有同一來源的細胞核，而細胞質不同的不稔系，它們與同一恢復系雜交的結果，其後裔的表現型有明顯的不同（表４、表５、表６），顯示細胞質雄不稔性與恢復基因間的關係極爲複雜，以目前所得到之訊息，尚未能周詳地銓釋這些現象，尚待進行系統性的研究分析。

參 考 文 獻

1.許東暉、洪信雄、鄧耀宗、黃貞生・1969・水稻雜種優勢之研究。（１）水稻品種間雜種第一代優勢之初步測定。農業研究18(3)：１—17。

2.黃貞生、陳正昌等・1984・秈稻品種區域試驗。七十二年稻作改良年報。pp. 150-155. 臺灣省政府農林廳。

3.黃貞生、曾東海、陳治官・1987・秈稻細胞雄質不稔性恢復基因之遺傳分析。中華農業研究。36(2)：137—150

4.曾東海、黃貞生・1987・雜種水稻的產量與組合力。中華農業研究。36(2)：151—164

5.趙傳纓・1953・細胞質雄不稔性在作物育種上的應用。臺灣農林11：15—17。

6. Athwal, D. S., and S. S. Virmani. 1972. Cytoplasmic male sterility and hybrid breeding in rice. PP. 615-620 (in) Rice Breeding. International Rice Research Institute. Los Banos, Philippines

7. Cai, F. G., and Y. X. Wang. 1983. Genetic regulation of male sterility restorer gene in rice cytoplasm. Shanghai Agi. Sci. and Tech. 3 : 10-12 (Abstract) Plant Breeding Abstracts 1984. Vol. 54 : 1004.

8. Carnahan, H. L., J. R. Erickson, S. T. Tseng, and J. N. Rutger. 1972. Outlook for hybrid rice in the USA. PP. 603-607. (in) Rice Breeding. International Rice Research Institute. Los Banos, Philippines.

9. Chaudhury, R. C., S. S. Virmani, and G. S. Khush. 1981. Patterns of pollen abortion in some cytoplasmic-genetic male sterile of rice. Oryza. 18 : 140-142.

10. Fang, C. N., X. Z. Lo, S. F. Wang and Y. G. Zhu, 1982. Advances in the study of hybrid rice in China. Agr. Sinica. 5 : 1-9. (Abstract) Rice Abstracts (1983) 6 : 2019.

11. Fu, O. 1985. Studies on the inheritance of restorer genes for wild-abortive cytoplasmic sterility in cre (*Oryza sativa* subsp. hsien ting). Fujian Nongxueyan Xuebao. 14(3) : 194-202 (Abstract) Plant Breeding Abstracts 1986. Vol. 56 : 10649.

12. Govinda Raj K., A. R. Sadanada, and E. A. Siddiq. 1984. Isolation of maintainers and restorers for Chinese male-sterile lines. IRRN. 9(2) : 7-8.

13. Govinda Raj K., and E. A. Siddiq. 1984. Genetics of fertility restoration and biochemical basis of male sterility-fertility restoration system in rice. Rice Genetics Newsletter. Vol. 1 : 103-104.

14. Huang, C. S., R. H. Buu, and C. C. Chen. 1984. Hybrid variety of Indica rice and its yield potential Jour. Agric. Res. China. 33(1) : 1-11.

15. Huang C. S., T. H. Tseng, and C. Liu. 1986. Inheritance of fertility restoration of cytoplasmic male sterility in Indica rice. Rice Genetics. Proceedings of the International Rice Genetics Symposium 27-31 May 1985 IRRI, Manila, Philippines.
16. International Rice Research Institute. 1981. 1982. 1984. Annual Reports for 1980. 1981. 1983. IRRI. Los. Banos, Philippines.
17. Lei, J. C., N. S. Yiu, and X. P. Zhun. 1984. Genetic analysis in breeding maintainer lines of wild abortive-type male sterility in rice. Sci. Agr. Sinica. 5 : 30-34. (Abstract) plant Breeding Abstracts 1984. Vol. 54 : 1790.
18. Li, Y. C. 1985. Pedigree analysis of the inheritance of restorer genes in IR24. Sci. Agr. Sinica 1 : 24-31 (Abstract) Rice Abstracts 1985. Vol. 10 : 1722.
19. Lin, S. C., and L. P. Yuan. 1980. Hybrid rice breeding in China. (in) Innovative Approaches to Rice Breeding. PP. 35-51. International Rice Research Institute. Los. Banos, Philippines.
20. Liu, C. L. 1982. Studies of the effects of high and low temperatures on the fertility of hybrid rice. Hubei Agricultural Science. 10 : 1-6 (Abstract) Plant Breeding Abstracts 1983. 53(12) : 9473.
21. Mohanty, P. L., and N. P. Sarma. 1983. Fertility restorers for cytosterile stocks. IRRN. 8(2) : 3-4.
22. Murayama, S. 1973. The Basic studies on utilization of hybrid vigor in rice. I. The degree of heterosis and its phenomenon. Japan J. Breed. 23(1) : 22-26. (in Japanese with English summary).
23. Rutger, J. N., and C. Shinjyo. 1980. Male sterility in rice and its potential use in breeding. pp. 53-66. (in) Innovative Approaches to Rice Breeding. International Rice Research Institute. Los. Banos, Philippines.
24. Shinjyo, C. and T. Omura. 1966. Cytoplasmic-genetic male sterility in cultivrted rice, *Oryza sative* L. I. Fertilities of F_1, F_2 and offspring obtained from their mutual reciprocal back croses and segregation of complety male sterile plants. Jap. J. Breed 16 (separate 1) : 179-180 (in Japanese).
25. Shinjyo C. 1984. Cytoplasmic male sterility and fertility restoration in rice having genome A. Japan Sci. Soc. Press. pp. 321-338.
26. Stansel, J. W., and J. P. Craigmiles. 1966. Hybrid rice--Problems and potentials. Rice Jour. 69(5) : 14-15.
27. Swaminathan, M. S., E. A. Siddiq, and S. D. Sharma. 1982. Outlook for hybrid rice in Indica. pp. 609-613. (in) Rice Breeding. International Rice Research Institute. Los. Banos, Philippines.
28. Virmani, S. S., R. C. Aquino, and G. S. Khush. 1982. Heterosis breeding in rice (*Oryza sativa* L.) Theor. and Applied Genetics 63(4) : 373-380.
29. Virmani S. S., and R. C. Dolores Dalmacio. 1987. Cytogenic relationship between two cytoplasmic male-sterile lines. IRRN. 12(1) : 14.
30. Yang, R. C., and Lu, H. R. 1984. Preliminary analysis of restorer genes in the rice restorer line IR24. Acta Agr. Sinica 10(2) : 81-86 (Abstract) Rice Abstracts 1985 Vol. 10 : 1723.
31. Yokoo M. 1984. Female sterility in a Indica-Japonica cross of rice. Japan. J. Breed. 34 : 219-277. (in Japanese with English summary)
32. Young J. B., and S. S. Virmani. 1984. Inheritance of fertility restoration in a rice cross. Rice Genetics Newsletter. Vol. 1 : 102-103.
33. Zhou, T. L. 1984. Study on heritability of fertility in hybrid rice. Fujian Nongye Keji. 6 : 2-4. (Abstract) Plant Breeding Abstracts 1986. Vol. 56 : 326.

Studies on the Fertility Restoration of Cytoplasmic Male Sterility in Rice[1]

T. H. Tseng and C. S. Huang[2]

Summary

This papper reports the results of a screen test for fertility restorers (Rf) and a study on some factors affecting the degree of fertility restoration in cytoplasmic male sterile rice (CMS). A total of 89 Rf-lines that restored the fertility of WA-type CMS were obtained, including 22 disease-insect resistant and cold tolerant lines. Five no-Rf lines resistant to disease and insect were used as the recurrent parents for developing new CMS lines. The seedsets of the F_1's involving 3 Rf-lines and 8 CMS's indicated that the degree of fertility restoration could differ according to the nucleuses of CMS lines even though the cytoplasm and Rf-lines were the same, or it could also differ according to the cytoplasms when the nucleus and Rf-line were the same. Tainung Sen Yuh 121 was a promising fertility restorer and Zhen-shan 97A a promising CMS. The Indica restorers restored completely the fertility of Indica CMS lines but restored at most only to 40%—60% that of the Japonica CMSs. A genetic study on the seedsets of 5 F_2's between Japonica CMSs and Indica Rf-lines seemed to suggest that a Rf-system with one pair of genes in addition to other genes related with the hybrid sterility were involved.

1. Contribution No. 1401 from the Taiwan Agricultural Research Institute (TARI).
2. Respectively, Assistant Agronomist and Senior Agronomist, Department of Agronomy, TARI, Wufeng, Taiwan, 41301, R. O. C.